FONCTIONNEMENT DES CENTRES GÉNÉRATEURS INTRAFOLIAIRES DU MYRIOPHYLLUM AQUATICUM (VELL.) VERDC. (= M. BRASILIENSE CAMB.)

B. JEUNE

JEUNE, B. — 6.05.1977. Fonctionnement des centres générateurs intrafoliaires du *Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc. (= M. brasiliense Camb.), *Adansonia*, ser. 2, 16 (4) : 493-507. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : Pour des conditions données, le rythme de fonctionnement des centres générateurs est constant; ce rythme s'accélère quand les conditions de culture s'améliorent ou quand la vigueur du rameau augmente; il diminue dans les cas contraires. Le rythme de formation des feuilles est également variable et, dans tous les cas, il se forme 4 lobes sur chaque feuille pendant que se crée 1 verticille foliaire.

Dans tous les cas, également, le nombre de lobes et la longueur de la jeune ébauche sont liés par la relation :

$n - n_0 = b \operatorname{Log} \frac{L}{L_0}$, n_0 et L_0 étant constants ($n_0 = 7$, $L_0 = 300\mu$) pour tous les rameaux de la population étudiée (cette relation s'applique pendant la période d'initiation des lobes).

ABSTRACT: Two generative centres, placed near the leaf base, give rise to the lateral lobes. The activities of these centres are studied.

In all cases, lateral lobes are initiated at equally spaced time intervals, so that 4 lobes are formed on each primordium during the time interval between initiation of 2 whorls of leaves.

The rythm of generative centres activity increase when shoot vigourousness increase and when culture conditions make better.

Leaf length (L) and lateral lobes number (n) are joined by the equation: $n - n_0 = b \operatorname{Log} \frac{L}{L_0}$ ($n_0 = 7$, $L_0 = 300\mu$) during the time of lobes initiation.

Bernard Jeune, Équipe de Morphologie végétale, Université Pierre et Marie Curie, 7, quai Saint-Bernard, 75005 Paris, France.

I. — INTRODUCTION

Résumons, pour commencer, les principaux résultats que nous avons déjà obtenus dans l'étude des feuilles de ce *Myriophyllum* et qui servent de base au présent travail.

1. La feuille, pendant sa croissance, possède un racbis dont l'allongement est dû, essentiellement, à des mitoses basales; l'élargissement est très faible. Sur ce rachis apparaissent, de façon basipète, une dizaine de paires de lobes latéraux, en deux files, une sur chaque marge. Les feuilles adultes sont pinnatiséquées.

Source : MNHN, Paris

2. Une fois initié par quelques cloisonnements périclines, chaque lobe grandit tout en s'éloignant de la base de la feuille dont il est repoussé par les cloisonnements anticlines du rachis; un instant plus tard, à l'emplacement même où ce lobe était apparu, un nouveau foyer de croissance transverse se manifeste, à l'origine d'un nouveau lobe latéral. Notons l'apparition de ces foyers à un emplacement fixe par rapport à la base de la feuille et à un rythme constant, pour un rameau donné (JEUNE, 1975).

Ces faits (rythme et localisation de l'initiation fixes) montrent une grande analogie entre les mécanismes contrôlant l'apparition des feuilles au sommet de la tige et celle des lobes latéraux à la base de chaque feuille (la même analogie fut constatée chez une autre espèce de *Myriophyllum* par TURLIER (1972) après la comparaison de coupes longitudinales des bases de feuilles et de sommets de tiges). Il nous restait donc à comparer les centres générateurs d'hélices foliaires[1] à ce que nous avons provisoirement nommé « centres pulsateurs » engendrant les files de lobes latéraux :

1. Le centre générateur possède un fonctionnement rythmique (et le rythme est fixe pour les conditions de culture invariables et pour une plante adulte au stade végétatif); il en est de même pour le centre pulsateur;

2. Le centre générateur est à une distance constante de l'extrémité de la tige, de même le centre pulsateur est à une distance fixe de l'extrémité (basale) de la feuille;

3. Une notion importante, liée à l'existence des centres générateurs est celle de la continuité physiologique entre les ébauches d'une même hélice; à ce propos, on peut remarquer que la distance entre la base de la feuille et le centre pulsateur varie selon les conditions de culture (par exemple entre rameaux aériens et aquatiques d'une même plante) alors que la distance entre les deux plus jeunes lobes d'une même file est invariable. Ceci est la marque de la continuité physiologique entre les lobes sur une même marge foliaire;

4. Enfin, la destruction expérimentale d'un centre générateur provoque la suppression d'une hélice foliaire (TORT & LOISEAU, 1966); de même, la destruction d'un centre pulsateur provoque la suppression d'une file de lobes latéraux le long du rachis, sans altérer la croissance en longueur de la feuille (JEUNE, 1976).

Tous ces points communs prouvent, à notre avis, qu'il s'agit d'un mécanisme semblable dans les deux cas; nous dirons donc que les lobes foliaires sont issus du fonctionnement de centres générateurs de même nature que ceux initiant les feuilles au sommet de la tige. La différence morphologique entre les productions de ces centres générateurs (feuilles ou lobes) est-elle due à la nature de l'organe sur lequel s'exerce cette action (tige ou feuille)?

Ceci étant rappelé, après avoir mis en évidence l'existence de centres générateurs à l'intérieur des ébauches foliaires chez ce *Myriophyllum*, il

1. Le centre générateur est conçu comme une notion « purement physiologique; on ne saurait imaginer une « masse matérielle » qui se transmette car les cellules ne se déplacent pas à l'intérieur du méristème. Mais on peut penser à une transmission de propriétés particulières » (LOISEAU, 1969).

Source : MNHN, Paris

nous reste à étudier leurs modalités de fonctionnement; nous verrons donc les variations de rythme d'initiation des lobes en fonction, soit de la vigueur des rameaux, soit des conditions de culture, ainsi que les variations de l'emplacement de ces centres générateurs.

II. — MÉTHODES

Les mesures de longueurs ou de numération de lobes sont faites sur les dessins des ébauches foliaires effectuées à la « chambre claire ». Les rythmes d'initiation ne peuvent pas être connus directement puisqu'il est impossible de suivre la croissance d'une ébauche sans léser considérablement le point végétatif; par contre, leur mesure indirecte est possible. Il suffit de compter sur les ébauches d'un rameau le nombre de lobes en fonction de leur âge plastochronique, puis de calculer, éventuellement, la durée du plastochrone (temps séparant l'initiation de deux verticilles de feuilles successifs). Une autre méthode consiste à étudier les variations du nombre de lobes en fonction de la longueur de l'ébauche; comme les lobes sont formés pendant la phase d'allongement exponentiel (Jeune, 1975), s'ils apparaissent à un rythme constant ($n = \alpha + \beta t$) alors la fonction $n = f(L)$ sera logarithmique : $n = a + b \operatorname{Log} L$ ce qu'il est possible de vérifier; on pourrait ensuite déduire le rythme d'initiation en remplaçant L par son expression en fonction du temps (connue par la mesure du plastochrone).

Le plastochrone peut être mesuré sur un témoin, puisqu'on ne peut pas le mesurer sur les rameaux étudiés, qui sont disséqués; malheureusement, nous verrons qu'il varie selon les rameaux. On pallie cet inconvénient en recherchant, non pas le rythme d'initiation, mais seulement l'accroissement du nombre de lobes par plastochrone (dont la valeur elle-même reste inconnue), ou bien encore selon l'allongement de la feuille.

Dans ce dernier cas, quels que soient les changements dans le rythme de formation des lobes ou la vitesse d'allongement de la feuille, cette étude permettra la connaissance des variations de ces phénomènes, l'un par rapport à l'autre. En d'autres termes, si les paramètres de la fonction $n = f(L)$ sont invariables, le rythme d'initiation des lobes et la vitesse d'allongement de la feuille sont affectés de façon égale par des variations de conditions de croissance; dans le cas contraire, un des phénomènes est plus sensible que l'autre.

III. — RÉSULTATS

Les mesures sont faites sur deux lots de plantes récoltées en juin et août, dans le jardin de l'école de botanique du Muséum d'Histoire Naturelle.

Sur chaque rameau sont mesurés la longueur et le nombre de lobes de plusieurs ébauches n'ayant pas formé tous leurs lobes.

A. ANALYSE GLOBALE DES DONNÉES

Les chiffres des mesures sont groupés dans un tableau à la fin de cet article (la présente étude ne concernant que les rameaux A à O); les couples de valeur (n, L) sont placés sur des graphiques (fig. 1).

Les longueurs sont exprimées au micron près : ce degré de précision

Source : MNHN, Paris

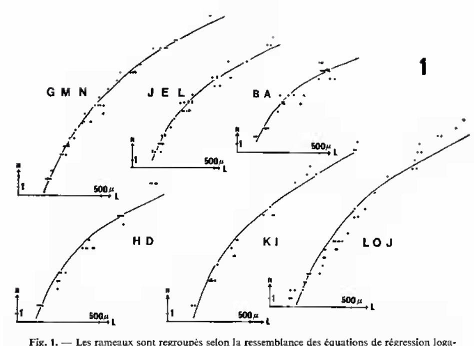


Fig. 1. — Les rameaux sont regroupés selon la ressemblance des équations de régression logarithmique; la courbe de chaque graphique est la régression logarithmique pour les points représentés (abscisses : la longueur des ébauches; ordonnées : leur nombre de lobes).

est, bien entendu, excessif mais les résultats fournis permettent ainsi d'éviter l'introduction d'erreurs supplémentaires dues aux approximations.

Remarquons (tableau, colonne III) que tous les coefficients de corrélation r relatifs à la régression logarithmique ($n = a + b \operatorname{Log} L$) sont supérieurs à 0,92; cette fonction est donc une bonne expression théorique de la réalité. Cependant, tous les coefficients de corrélation r' relatifs à la régression linéaire ($n = a' + b'L$) sont également supérieurs à 0,92 et parfois même plus élevés, pour un rameau donné, que le coefficient r correspondant.

La fonction $n = a' + b'L$ est-elle une meilleure image de la réalité, comme ces faits semblent le montrer?

Prenons la somme des données pour les rameaux J, L et O dont les équations de régression sont très voisines. La régression linéaire est : $n = 0{,}022\,L - 1{,}457$ ($r' = 0{,}987$) alors que la régression logarithmique est : $n = 10{,}594 \operatorname{Log} L - 54{,}259$ ($r = 0{,}972$). En séparant les couples de valeurs en deux classes, selon que L est inférieur, égal ou supérieur à 500 μ les régressions linéaires deviennent :

pour $L < 500\,\mu$, $n = 0{,}024\,L - 2{,}047$ ($r' = 0{,}971$)
pour $L \geqslant 500\,\mu$, $n = 0{,}018\,L + 2{,}020$ ($r' = 0{,}984$)

Source : MNHN, Paris

Ces deux droites, de pentes différentes, montrent que les points (comme on peut le voir sur la figure 1) sont, en réalité, disposés non sur une droite, mais plutôt sur une courbe à concavité dirigée vers l'axe des abscisses, comme pour la courbe représentative de la fonction logarithmique. Un résultat semblable est également obtenu pour les autres rameaux.

Enfin, la comparaison de tous les coefficients de corrélation r permet d'admettre qu'ils sont tous égaux (voir annexe en fin d'article); ainsi, on doit penser que la même corrélation existe entre longueur et nombre de lobes pour les ébauches de tous les rameaux.

En résumé, la régression logarithmique est satisfaisante pour les raisons suivantes :

1. le très bon ajustement fourni par cette fonction;
2. même quand l'ajustement linéaire est meilleur, les points sont sur une courbe à concavité dirigée vers l'axe des abscisses;
3. les centres générateurs fonctionnent habituellement à un rythme constant dans des conditions fixes.

Signalons qu'un certain nombre d'erreurs de mesures inévitables abaissent la valeur des coefficients de corrélation observés au-dessous de leur valeur réelle (qui doit être fort proche de 1) :

1. les approximations de mesures des longueurs;
2. le décompte du nombre de lobes; en effet, et indépendamment de la difficulté d'apprécier l'instant de l'initiation d'un lobe, on compte toujours un nombre entier. Ainsi, la courbe représentant la fonction $n = a + b \operatorname{Log} L$, exprimant le phénomène continu de la formation des lobes, ne peut qu'exceptionnellement passer par les points observés, qui, eux, se disposent sur un diagramme « en escalier », puisqu'on compte toujours un nombre entier (fig. 2).

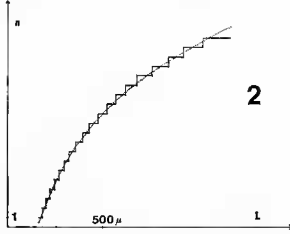


Fig. 2. — En pointillés : la courbe théorique $n = a + b$ LogL; le graphique « en escalier » traduit la disposition des points des coordonnées (n, L) correspondant aux valeurs mesurées.

Source : MNHN, Paris

B. ÉTUDE DES PARAMÈTRES DE LA FONCTION $n = a + b \operatorname{Log} L$

1. VARIATIONS DES PARAMÈTRES SELON LA LONGUEUR MOYENNE DES FEUILLES ADULTES DU RAMEAU. — Fig. 3.

La figure 3 nous permet de faire deux constatations :

1) a et b ne varient que pour les rameaux ayant des feuilles adultes de longueur moyenne inférieure à 18 mm; dans ce cas, a est fonction décroissante et b fonction croissante de cette longueur moyenne (L_M) considérée comme mesure de la vigueur du rameau; quand L_M est supérieure à 18 mm les paramètres a et b restent constants.

2) a et b varient de façon exactement opposée, ce qui suggère une relation linéaire entre ces deux grandeurs et, par conséquent, l'existence d'un seul paramètre et non de deux.

Pour vérifier cette hypothèse, nous traçons la courbe $a = f(b)$ (fig. 4) et nous voyons que les points sont presque exactement alignés (le coefficient de corrélation pour la régression linéaire $a = \lambda - \mu b$ est $r = 0{,}999$ avec $\lambda = 7{,}34$ et $\mu = 5{,}78$). Il ne fait aucun doute que cette hypothèse est juste et l'équation $n = a + b \operatorname{Log} L$ devient donc :

$n = \lambda + b(\operatorname{Log} L - \mu)$ ou bien $n - \lambda = b \operatorname{Log} \frac{L}{e^{\mu}}$ avec b pour seul paramètre; comme λ et e^{μ} sont de même grandeur que n et L respectivement, puisque si $L_0 = e^{\mu}, n_0 = \lambda$, l'équation est en réalité :

$$n - n_0 = b \operatorname{Log} \frac{L}{L_0}$$

Voyons maintenant l'influence des conditions de culture sur les valeurs des paramètres a et b :

2. VARIATIONS DES PARAMÈTRES SELON LES CONDITIONS DE CULTURE

Certains rameaux, une fois décapités (leurs bourgeons terminaux ayant servi à l'étude précédente) sont placés dans un aquarium, au laboratoire, simplement derrière une fenêtre.

Après trois semaines, quatre bourgeons, dont la croissance est stabilisée, sont, à leur tour, disséqués. Ces rameaux ont subi, à peu de choses près, la même température et la même photopériode que dans le jardin de l'école de botanique, mais ils ont reçu un éclairement bien plus faible et n'ont pas disposé de beaucoup de sels minéraux (les plantes sont flottantes, les racines encore courtes et non fixées)[1]; les conditions sont donc qualitativement comparables mais quantitativement plus mauvaises au laboratoire (les plantes sont, du reste, moins vigoureuses avec des feuilles adultes plus

1. Les conditions de culture ne sont pas rigoureusement contrôlées, ce qui n'a aucune importance, puisque notre seul but est de connaître le sens de variation des paramètres et non en étudier les valeurs numériques.

Source : MNHN, Paris

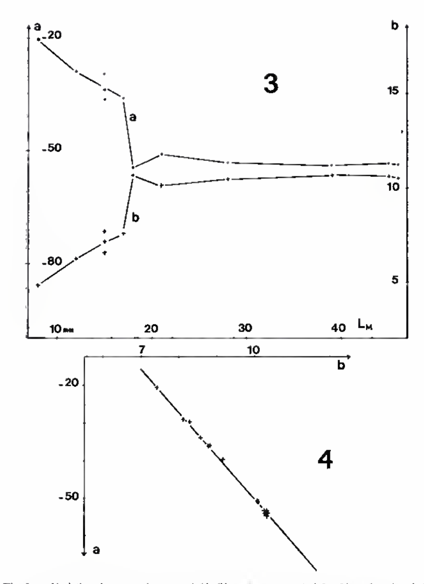


Fig. 3. — Variation des paramètres a et b (de l'équation $n = a + b$ LogL) en fonction de la longueur moyenne des feuilles adultes du rameau (L_M). Les ordonnées de droite donnent l'échelle des valeurs de a, les ordonnées de gauche, celle de b.

Fig. 4. — Chaque croix a pour coordonnées les valeurs de a_i et b_i (de l'équation $n = a_i + b_i$ LogL) pour chaque rameau A-O.
La droite de régression (au sens des moindres carrés) a pour expression $a = 7{,}34 - 5{,}78\,b$.

Source : MNHN, Paris

courtes). Étudions les paramètres de la fonction $n = a + b$ Log L (tableau, 4 dernières lignes) :

1) a et b varient toujours de façon opposée et les quatre points (a_i, b_i) se trouvent aussi alignés sur la droite de régression définie précédemment. Remarquons que, si l'on place sur ce graphique, les points obtenus pour des rameaux aquatiques, aux feuilles pourtant différentes (JEUNE, 1975), ils sont également alignés sur cette droite (fig. 5). Ainsi, la relation $n - n_0 = b \text{ Log } \frac{L}{L_0}$ est toujours vérifiée et, par conséquent, au temps t_0, toutes les feuilles passent par l'état (n_0, l_0).

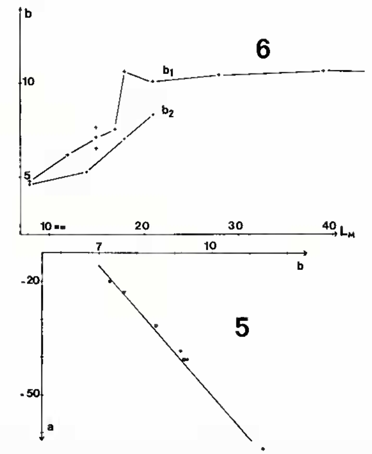


FIG. 5. — Même graphique que sur la figure 4 (mêmes coordonnées, même droite $a = 7{,}34 - 5{,}78\ b$); les cercles traduisent les valeurs (a_i, b_i) des rameaux P, Q, R et S; les points, les valeurs (a_j, b_j) pour trois rameaux aquatiques (pour comparaison).

FIG. 6. — Même graphique que sur la figure 3 (sauf la courbe $a = f(L_M)$ qui n'est pas représentée). La courbe b_1 (croix) est la courbe b de la planche 3, la courbe b_2 (points) est celle relative aux rameaux P, Q, R et S.

Source : MNHN, Paris

2) Le graphique de la figure 6 présente les variations de *b*, selon la longueur moyenne des feuilles adultes des quatre rameaux; la courbe obtenue n'est pas superposable à la courbe $b = f(L)$ de la figure 3 représentée également ici. Ceci indique que *b* dépend, non seulement de la vigueur du rameau, mais aussi des conditions de culture; plus celles-ci sont mauvaises, plus *b* est petit.

Nous avons également cherché à savoir si *b* dépendait de la position du rameau :

3. Variation de *b* en fonction de la position du rameau sur la tige

Nous avons choisi deux tiges, chacune portant trois ramaux latéraux inégalement développés et différemment placés sur ces tiges (fig. 7). Dans les deux cas, les valeurs de *b* sont conformes à la vigueur du rameau indépendamment de sa position.

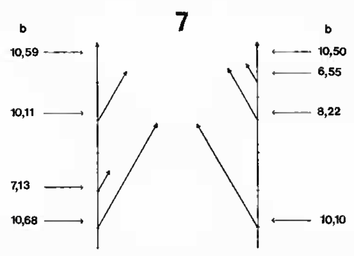


Fig. 7. — Représentation schématique de deux tiges ramifiées (la segmentation de la tige indique l'emplacement des nœuds et entre-nœuds); pour chaque rameau, la valeur du paramètre *b* est précisée; celle-ci dépend bien de la longueur du rameau (donc de sa vigueur) et non de sa position sur la tige.

4. Comparaison entre les fonctionnements des centres générateurs de feuilles et de lobes

Étudions la relation liant *n*, le nombre de lobes d'une ébauche, à I, l'âge (mesuré en plastochrones) de cette feuille.

Dans tous les cas, la relation $n = j + kI$ est satisfaisante (le coefficient de corrélation linéaire est pour tous les rameaux étudiés supérieur à 0,97 dont 13 fois supérieur à 0,99 sur 21 cas); les variations de *k* sont, de plus, très faibles, la valeur moyenne est $k = 4{,}01$ et son écart-type $s_k = 0{,}43$.

Source : MNHN, Paris

Une étude des variations de k selon la vigueur du rameau, pour les douze cas de la figure 3, précise d'ailleurs, l'absence de corrélation entre les grandeurs k et L_m ($r = 0{,}432$ avec une valeur critique $r_{12} = 0{,}532$; de même, en testant l'hypothèse $r = 0$, nous avons $t = \frac{r\sqrt{N-2}}{1-r^2} = 1{,}515$ or $t_{0,975} = 2{,}228$ pour 5 % de risque, ce qui amène à accepter cette hypothèse).

Le résultat est encore plus significatif si on ajoute les valeurs de k pour les rameaux P, Q, R et S ($r = 0{,}151$ et $t = 0{,}570$) donc k est bien une constante[1].

IV. — INTERPRÉTATIONS

1° La relation $n - n_0 = b \operatorname{Log} \frac{L}{L_0}$ prouve que l'initiation des lobes s'effectue à un rythme constant (β) tel que $n = \alpha + \beta t$ puisque les lobes sont formés pendant la phase d'allongement exponentiel de la feuille.

Nous venons de voir, d'autre part, que $n = j + kI$; or $I = \omega t$ (où ω est le nombre de verticilles formés par unité de temps, soit l'inverse du plastochrone (P) qui est le temps nécessaire à la formation d'un verticille); donc : $(\alpha + \beta t) = j + k(\omega t)$, soit $\alpha - j + (\beta - k\omega)t = 0$; cette relation étant vérifiée à chaque instant, les paramètres vérifient les égalités suivantes :

$$\alpha - j = 0$$

$$\beta - k\omega = 0 \quad \text{ou} \quad \frac{\beta}{\omega} = k$$

on peut également écrire $\beta P = k$ puisque ω est l'inverse du plastochrone P.

Ainsi, le rapport entre le rythme d'initiation des lobes et celui des feuilles est constant et approximativement égal à 4; il se forme donc 4 lobes latéraux environ sur chaque feuille, par plastochrone, quelles que soient les conditions de croissance du rameau.

2° Le nombre de lobes et la longueur d'une ébauche sont liés par la relation : $n - n_0 = b \operatorname{Log} \frac{L}{L_0}$; or :

$$n = \alpha + \beta t \quad \text{d'où} \quad n - n_0 = \beta(t - t_0), \text{ et :}$$

$$L = \gamma e^{\delta t} \quad \text{d'où} \quad \frac{L}{L_0} = e^{\delta(t - t_0)}$$

en substituant $n - n_0$ et $\frac{L}{L_0}$ par leur valeurs, nous en déduisons $b = \frac{\beta}{\delta}$.

1. Une étude précédente sur des rameaux cultivés au laboratoire (Jeune, 1975) avait fourni une valeur de k très voisine ($k = 3{,}8$) confirmant ainsi la constance de la valeur k, aux erreurs de mesure près.

Source : MNHN, Paris

b est donc le quotient du rythme d'initiation des lobes par le taux de croissance en longueur de la jeune feuille; comme *b* augmente quand la vigueur du rameau augmente, β augmente donc plus vite que δ et inversement quand la vigueur diminue, β diminue plus vite que δ puisque le quotient diminue.

Ainsi, le rythme d'initiation des lobes est plus affecté par les modifications de vigueur (et de conditions de culture) que le taux d'allongement de la feuille. On en déduit, de plus, que le plastochrone varie selon la vigueur et les conditions de milieu, de même, sa valeur diffère selon les rameaux d'une même plante (fig. 7) puisque le produit βP est constant.

3° Une dernière remarque, enfin, sur la forme des ébauches appartenant à deux rameaux, l'un très vigoureux (2), l'autre moins (1) (fig. 8) :

Puisque le rythme d'initiation des lobes est plus lent chez le rameau (1),

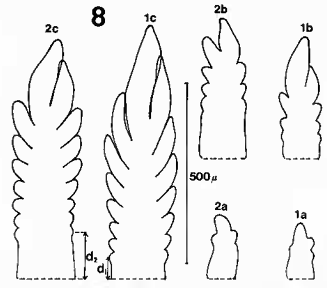


FIG. 8. — Les ébauches appartiennent à un rameau faible (1_a, 1_b, 1_c) ou vigoureux (2_a, 2_b, 2_c); on remarque que pour un nombre voisin de lobes, l'ébauche 1_c (14 lobes) est plus âgée que l'ébauche 2_c (15 lobes), son lobe médian étant plus long, le rythme d'initiation des lobes de l'ebauche 1_c est donc plus lent que pour 2_c. Les longueurs sont pourtant très voisines; en effet, la distance d_2 est nettement supérieure à la distance d_1. Enfin : $L_{1c} > L_{2c}$ mais $L_{2a} > L_{1a}$ et $L_{2b} > L_{1b}$ (les ébauches *b* sont à peu près au stade où, à nombre égal de lobes, les ébauches 1 deviennent plus longues que les ébauches 2).

à nombre égal de lobes, une ébauche de (1) sera plus âgée qu'une ébauche de (2); ainsi, le lobe médian de l'ébauche (1) sera plus long, que celui de l'ébauche (2); c'est bien ce qu'on observe (fig. 8).

Cependant, les longueurs des deux feuilles sont voisines, car la distance comprise entre la base de l'ébauche et les centres générateurs des lobes est plus faible, dans le cas du rameau 1, ce qui compense l'augmentation

Source : MNHN, Paris

de longueur du lobe médian (figure 8). Cette distance, plus faible entre base foliaire et centres générateurs de lobes, s'explique par la relation invariable qui lie l'âge plastochronique et le nombre de lobes de l'ébauche; en effet, le premier lobe latéral apparaissant, pour chaque feuille, au même plastochrone, les feuilles ayant une croissance plus lente (rameau 1) auront une longueur moindre lorsque le premier lobe latéral se forme (si les plastochrones sont voisins); ce premier lobe sera donc d'autant plus près de la base que la feuille aura une croissance plus lente.

Tous ces résultats peuvent être résumés sous la forme d'un graphique (fig. 9).

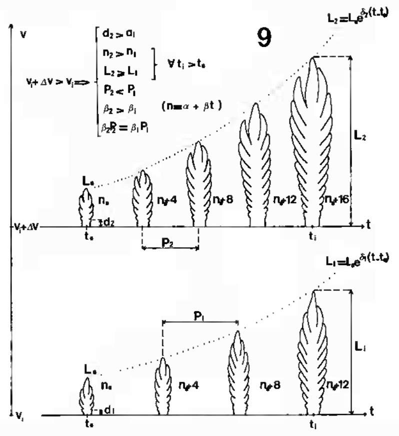


FIG. 9. — Résumé graphique des résultats observés (en abscisses le temps (t), en ordonnées la vigueur (v) du rameau), notamment :
— quelle que soit la vigueur (v) les ébauches forment 4 lobes par plastochrone (p); celui-ci décroit quand la vigueur augmente (car il varie comme l'inverse du rythme de formation des lobes);
— la distance (d) séparant les centres générateurs de la base de la feuille augmente avec la vigueur;
— au temps t_0 toutes les ébauches sont à l'état (L_0, n_0).
(D'après nos mesures $L_0 = 300\mu$, $n_0 = 7$.)

Source : MNHN, Paris

V. — CONCLUSION

1° Le rapport constant entre les rythmes d'initiation des lobes et des feuilles est une indication supplémentaire confirmant l'identité de nature entre centres générateurs de feuilles et de lobes[1].

2° Le rythme de fonctionnement des centres générateurs de lobes et la croissance en longueur de la feuille, sont deux phénomènes autonomes[2], le premier étant le plus affecté par les variations de milieu ou de vigueur (celle-ci étant mesurée par la longueur moyenne des feuilles adultes).

Ces deux constatations montrent que la feuille diffère de la tige, du point de vue morphogénétique, essentiellement par sa symétrie et la position des centres générateurs; tout se passe comme si, de ce point de vue, n'existaient entre feuille et rameau, que des différences de degré de complexité, le rapport entre lobe foliaire et feuille étant apparemment le même qu'entre feuille et rameau.

Comment ne pas penser aux théories morphologiques soutenant l'identité de nature entre feuille et rameau, et notamment : " the idea of a part of a plant, such a lateral shoot or a leaf, forming in its own degree, a miniature representation of the whole plant " (Arber, 1950) et aussi : « L'axe est l'organe fondamental; racine et feuille en sont des modifications différenciées au cours de la phylogénèse et ayant acquis en apparence, une certaine autonomie morphologique. Mais aucune barrière n'existe entre les trois catégories d'organes » (Emberger, 1968).

ANNEXE

Pour tester l'hypothèse d'égalité de coefficients de corrélation :

$$H_0 : r_1 = r_2 = \ldots = r_\rho$$

on calcule la valeur $\chi^2_{obs} = \sum_{i=1}^{\rho} (n_i - 3)(Z_i - \overline{Z})^2$ telle que :

$$\overline{Z} = \frac{\sum_{i=1}^{\rho} (n_i - 3) Z_i}{\sum_{i=1}^{\rho} (n_i - 3)}$$

1. Chez *Proserpinaca palustris* (Schmidt & Millington, 1968) existe également une relation linéaire entre le plastochrone et le nombre de lobes; cette relation (aux paramètres différents pour les feuilles aériennes ou aquatiques) ne dépend pas de la photopériode. Ce résultat est donc très voisin de celui observé chez le *Myriophyllum*.

2. Rappelons que nous avons pu supprimer un centre générateur sans que l'allongement de la feuille soit sensiblement modifié.

Source : MNHN, Paris

où Z_i représente la transformation argument tangente hyperbolique de r_i :

$Z_i = \frac{1}{2} \text{Log} \frac{1 + r_i}{1 - r_i}$; on rejette l'hypothèse nulle, au niveau α lorsque :

$\chi^2_n > \chi^2_{1-\alpha}$ avec $\rho - 1$ degrés de liberté (DAGNELIE, 1970) :

r . . .	0,960	0,927	0,983	0,979	0,986	0,995	0,990	0,982	0,983
n . . .	14	16	13	9	12	13	12	16	13
Z. . .	1,946	1,637	2,380	2,273	2,477	2,994	2,647	2,351	2,380

r . . .	0,975	0,984	0,969	0,989	0,992	0,972
n . . .	14	10	12	15	16	14
Z. . .	2,185	2,410	2,076	2,599	2,759	2,127

$\overline{Z} = 2{,}341 \quad \rho = 15 \quad \chi^2_{obs} = 18$
or $\chi^2_{1-\alpha} = 23{,}7$ ($\alpha = 0{,}05$); l'hypothèse d'égalité est donc acceptée. Estimation du coefficient de corrélation commun $(\widehat{\rho})$: $\hat{\rho} = \frac{e^{2\overline{z}} - 1}{e^{2\overline{z}} + 1} = 0{,}982$.

BIBLIOGRAPHIE

ARBER, A., 1970. — *The natural philosophy of plant form*, Hafner publishing company inc. (fac similé de l'édition de 1950).

DAGNELIE, P., 1970. — *Théories et méthodes statistiques*, t. 2, Gembloux.

EMBERGER, L., 1968. — *Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants*, éd. 2, Masson et Cie, Paris; éd. 1 (1945).

JEUNE, B., 1975. — Croissance des feuilles aériennes de Myriophyllum brasiliense Camb., *Adansonia*, ser. 2, 15 (2) : 257-271.

JEUNE, B., 1976. — Expérimentation microchirurgicale sur la feuille de Myriophyllum brasiliense Camb., *Adansonia*, ser. 2, 16 (1) : 107-117.

LOISEAU, J. E., 1969. — *La phyllotaxie*, Masson et Cie, Paris.

SCHMIDT, L. & MILLINGTON, W. F., 1968. — Regulation of leaf shape in Proserpinaca palustris, *Bull. of Torrey Bot. Club*, 95 (3) : 264-286.

TORT, M. & LOISEAU, J. E., 1967. — Modifications phyllotaxiques provoquées chez le Phlox drumondii Hook., (Nouvelles observations), *Mém. Soc. Bot. Fr.* : 30-49.

TURLIER, M. F., 1972. — Recherches sur l'organogenèse foliaire précoce. 1. Deux espèces-types pour les ramifications dichotome et latérale (Ceratophyllum demersum L. et Myriophyllum spicatum L.), *Rev. gén. Bot.* 79 : 297-308.

Source : MNHN, Paris

I	II (L_M)	III
A	8	$n = 4,82 \text{ Log } L - 20,85$ $\quad r = 0,960$
		$n = 0,02 L + 0,82$ $\quad r' = 0,983$
B	12	$n = 6,23 \text{ Log } L - 29,06$ $\quad r = 0,927$
		$n = 0,02 L + 0,69$ $\quad r' = 0,928$
C	15	$n = 7,63 \text{ Log } L - 36,66$ $\quad r = 0,983$
		$n = 0,02 L + 0,29$ $\quad r' = 0,982$
D	17	$n = 7,52 \text{ Log } L - 36,29$ $\quad r = 0,979$
		$n = 0,02 L + 1,08$ $\quad r' = 0,985$
E	15?	$n = 6,55 \text{ Log } L - 29,90$ $\quad r = 0,986$
		$n = 0,02 L - 0,45$ $\quad r = 0,979$
F	15?	$n = 7,13 \text{ Log } L - 33,99$ $\quad r = 0,995$
		$n = 0,02 L - 0,08$ $\quad r' = 0,983$
G	15?	$n = 10,10 \text{ Log } L - 51,08$ $\quad r = 0,990$
		$n = 0,02 L - 0,73$ $\quad r' = 0,987$
H	15	$n = 8,28 \text{ Log } L - 39,68$ $\quad r = 0,982$
		$n = 0,02 L - 0,57$ $\quad r' = 0,995$
I	15	$n = 10,11 \text{ Log } L - 50,83$ $\quad r = 0,983$
		$n = 0,02 L + 0,56$ $\quad r' = 0,986$
J	18	$n = 10,68 \text{ Log } L - 54,72$ $\quad r = 0,975$
		$n = 0,02 L - 1,75$ $\quad r' = 0,992$
K	21	$n = 10,13 \text{ Log } L - 51,04$ $\quad r = 0,984$
		$n = 0,02 L + 0,06$ $\quad r' = 0,986$
L	28	$n = 10,48 \text{ Log } L - 53,32$ $\quad r = 0,969$
		$n = 0,02 L - 1,32$ $\quad r' = 0,993$
M	39	$n = 10,63 \text{ Log } L - 54,02$ $\quad r = 0,989$
		$n = 0,02 L - 0,44$ $\quad r = 0,987$
N	45	$n = 10,60 \text{ Log } L - 53,67$ $\quad r = 0,992$
		$n = 0,02 L - 0,05$ $\quad r' = 0,978$
O	46	$n = 10,50 \text{ Log } L - 53,97$ $\quad r = 0,972$
		$n = 0,02 L - 1,42$ $\quad r = 0,997$
P	21	$n = 8,53 \text{ Log } L - 40,94$ $\quad r = 0,987$
Q	18	$n = 7,06 \text{ Log } L - 31,90$ $\quad r = 0,985$
R	14	$n = 5,30 \text{ Log } L - 23,06$ $\quad r = 0,993$
S	8	$n = 4,62 \text{ Log } L - 20,16$ $\quad r = 0,978$

TABLEAU 1 : **Résultats des mesures** ; **I** ; lettre d'identification des rameaux; les rameaux A-D (quatre premières lignes) sont récoltés en juin; (A et B regroupent chacun les ébauches de deux rameaux); les rameaux E-O sont récoltés en août; les rameaux P-S sont certains des rameaux précédents cultivés trois semaines au laboratoire. — **II** ; longueur moyenne des feuilles adultes (L_M) [lignes 5, 6 et 7 : les longueurs L_M sont estimées à 15 mm, les rameaux étant de jeunes bourgeons dont aucune feuille n'est adulte]. — **III** ; équations de régression et coefficients de corrélation correspondants.

Source : MNHN, Paris